植 物 分 类 学 报 43(1): 1–11(2005)
Acta Phytotaxonomica Sinica

领春木茎次生木质部中导管穿孔板的变异

[1]李红芳 [2]任 毅*
[1](西北大学生命科学学院 西安 710069)
[2](陕西师范大学生命科学学院 西安 710062)

The variation of perforation plates of vessels in the secondary xylem of *Euptelea pleiosperma* (Eupteleaceae)

[1]LI Hong-Fang [2]REN Yi*
[1] (*School of Life Sciences, Northwest University*, Xi'an 710069, China)
[2] (*College of Life Sciences, Shaanxi Normal University*, Xi'an 710062, China)

Abstract The systematic position of the Eupteleaceae, a monogeneric family including only two species (*Euptelea polyandra* and *E. pleiosperma*) and endemic to East Asia, has long been in dispute. This paper deals with the variation of the vessel perforation plates of the secondary xylem of the stem of *E. pleiosperma* in order to provide new anatomical evidence for a better understanding of the systematic position of this family. The results showed that there were two types of vessels in the secondary xylem of the stem of the species, the tracheid-like vessels and typical vessels. In the tracheid-like vessels, the perforation pits were larger than those in the lateral wall, arranged irregularly and did not exhibit typical morphological features of perforation plates, and the membrane of the perforation pits disappeared completely or partly. In the typical vessels, the perforation plates were of varying forms, falling into several subtypes: reticulate perforation plates (including the foraminate ones); reticulate-scalariform perforation plates in which the perforation pits were both reticulate and scalariform; scalariform perforation plates in which scalariform multi-perforation plates were often observed; the transitional form from scalariform perforation plates to simple perforation ones; and some other forms of perforation plates which could not be referred to any subtypes mentioned above. The membrane remnants could be observed only in the perforation pits of the scalariform perforation plates. Multiple end wall and lateral-wall perforation plates were also observed in the secondary xylem. Based on the present results and a comparison between the perforation plate types in the Eupteleaceae with those of the other members of Ranunculales, we considered that the Eupteleaceae might occupy a basal position in the order. We also inferred that the formation of the perforation plates in *E. pleiosperma* may have undergone different pathways.

Key words *Euptelea pleiosperma*, Eupteleaceae, vessel, perforation plate, variation.

摘要 领春木*Euptelea pleiosperma* Hook. f. & Thoms.隶属领春木科Eupteleaceae。该科为东亚特有的单型科,其系统位置一直颇有争议。本文对中国产领春木茎次生木质部中导管穿孔板的变异进行了观察,以期为它的系统位置提供进一步的解剖学证据。结果表明,领春木茎次生木质部中包括无明显穿孔板的管胞状导管和典型的导管两种类型。在无明显穿孔板的导管中,穿孔中的纹孔膜全部或部分消失,但穿孔无规则排列或聚集,不形成具典型的形态特征的穿孔板;在典型的导管中,穿孔板形态变异较大,包括几个类型:

———————————

2004-05-25 收稿, 2004-10-18 收修改稿。
基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30130030) (Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30130030))。

* 通讯作者(Author for correspondence. Tel.: 029-85303972; E-mail: renyi@snnu.edu.cn)。

网状穿孔板(含麻黄式穿孔板)、网状和梯状混合型穿孔板、梯状穿孔板、梯状穿孔板向单穿孔板的过渡。在上述导管穿孔板类型中,只有梯状穿孔板的穿孔中可以观察到纹孔膜的残余。在领春木次生木质部中也观察到了端壁多穿孔板及侧壁穿孔板。根据观察结果,我们认为领春木次生木质部导管穿孔板的许多特征说明该科可能处于毛茛目中比较原始的系统位置。

关键词 领春木; 领春木科; 导管; 穿孔板; 变异

领春木*Euptelea pleiosperma* Hook. f. & Thoms.为领春木科Eupteleaceae的落叶灌木或小乔木,分布于我国河北、山西、河南、陕西、甘肃、浙江、湖北、四川、贵州、云南、西藏及印度、缅甸等地(关克俭, 1979)。领春木科为东亚特有的单型科,仅含领春木属*Euptelea* Sieb. & Zucc.。该属共有2种,另外1种*E. polyandra* Sieb. & Zucc.分布于日本和朝鲜(Endress, 1993)。尽管对领春木属的系统位置曾有过不同的认识,但目前将其作为一个独立的科的观点已被普遍接受(Hutchinson, 1973; Takhtajan, 1980, 1997; Cronquist, 1981; Thorne, 1983; Dahlgren, 1983; APG, 1998; Wu et al., 2003),所不同的是,Cronquist(1981)将领春木科置于金缕梅目Hamamelidales; 而Thorne(1983)和Dahlgren(1983)则将它置于连香树目Cercidiphyllales;Takhtajan(1980, 1997)把它提升为目,置于金缕梅亚纲Hamamelidae。Angiosperm Phylogeny Group(APG, 1998)将领春木属作为一个独立的科置于毛茛目Ranunculales,位于真双子叶植物(Eudicots)的基部。*rbc*L基因序列分析也支持将领春木科置于毛茛目的观点(倴宇星等, 1998)。

有关领春木属的形态学、解剖学和细胞学等方面的资料较为零散,Smith(1945, 1946)、Nast和Bailey(1946)从外部形态和内部结构上对该属、昆栏树属*Trochodendron* Sieb. & Zucc.和水青树属*Tetracentron* Oliv.进行了比较研究,支持将它们分为3个独立的科。王伏雄等(1984)对领春木的孢粉学特征进行了研究,结果支持Cronquist(1981)将领春木科置于金缕梅目的观点。Sugiure(1931)(转引自潘开玉等,1991)和Whitaker(1933)报道了日本的*E. polyandra*的染色体数目(2n=28)。Davis(1966)描述了领春木胚珠的形态及结构。潘开玉等(1991)对领春木的染色体数目(2n=28)以及大、小孢子及雌、雄配子体发育进行了研究。上述研究结果从不同角度为领春木科植物的系统演化研究提供了证据。为了进一步了解领春木科植物的茎的结构,为确定其系统位置提供更多的证据,我们对领春木茎次生木质部中的导管分子进行了细致的观察研究。

导管位于木质部,与管胞合称管状分子。长期以来,人们普遍接受导管分子是从管胞进化而来的观点(Fahn, 1982)。一般认为导管是被子植物的特征,是绝大多数被子植物输导水分和矿质元素的主要器官。原始的被子植物是没有导管的(Bailey, 1944; Carlquist, 1987),少数原始的双子叶植物,如林仙科Winteraceae、昆栏树科Trochodendraceae、水青树科Tetracentraceae、金粟兰科Chloranthaceae和毛脚树科Amborellaceae缺乏导管(Young, 1981),有些旱生的、寄生的和水生植物的属中也可以由于退化而缺乏导管(Kosakai et al., 1970; Young, 1981)。管胞为蕨类植物和裸子植物输导水分和矿质元素的分子,具有支持和输导两方面的作用。在不断的演化过程中,管胞的支持作用为纤维所取代,输导作用则为导管所取代。与功能相适应,导管具有了更强的输导能力,产生了许多不同于管胞的特征,如纹孔膜消失,长度缩短,直径变大,大数量的导管分子相互联结,以及穿孔板的分化等(Field et al., 2000)。其中,穿孔板的出现是导管区别于管胞最为关键的特征,纹孔膜的消失是重要特征。

这些极纤细、并不引人注目的纹孔膜的有无,可以区分梯状纹孔的管胞和那些与管胞相似的导管分子(Bailey, 1944)。后来在其他维管植物,如裸子植物的买麻藤属*Gnetum* L.、麻黄属*Ephedra* Tourn. ex. L.等和部分蕨类植物中也发现了导管(Young, 1981; Carlquist & Schneider, 2000, 2001; 黄文琦,王好友, 2000)。

管状分子的进化与植物的进化是有一定联系的,它们的结构在分类学和系统发育上极重要(Fahn, 1982)。导管分子在输导水分和无机盐的过程中,是靠上下相连的两个导管分子端壁特化成穿孔板而形成导管来进行的。导管穿孔板的类型直接影响着导管的输导能力,所以,导管穿孔板的类型与植物的进化有关,从而导致不同类型的穿孔板之间存在着演化关系。穿孔板的类型与导管的作用密切相关,且穿孔的出现是导管与管胞区别的关键,所以从穿孔板的类型可以推测导管的演化状态,进而推测具有该穿孔板类型的植物类群的演化水平。因此,导管及其穿孔板的形态特征是显示一个类群演化水平的重要证据。

有关领春木科植物的导管穿孔板的特征,以往曾有过简单的描述,一般认为该科植物的次生木质部中具导管和管胞,导管端壁倾斜,具梯状穿孔板(Metcalfe & Chalk, 1950; Gundersen, 1950)和部分网状穿孔板(Takhtajan, 1997)。在进行领春木木材解剖学的观察过程中,我们发现该种的导管具有多种穿孔类型,且不同类型之间存在着过渡类型,对探讨领春木科的系统位置问题有一定意义。

1　材料和方法

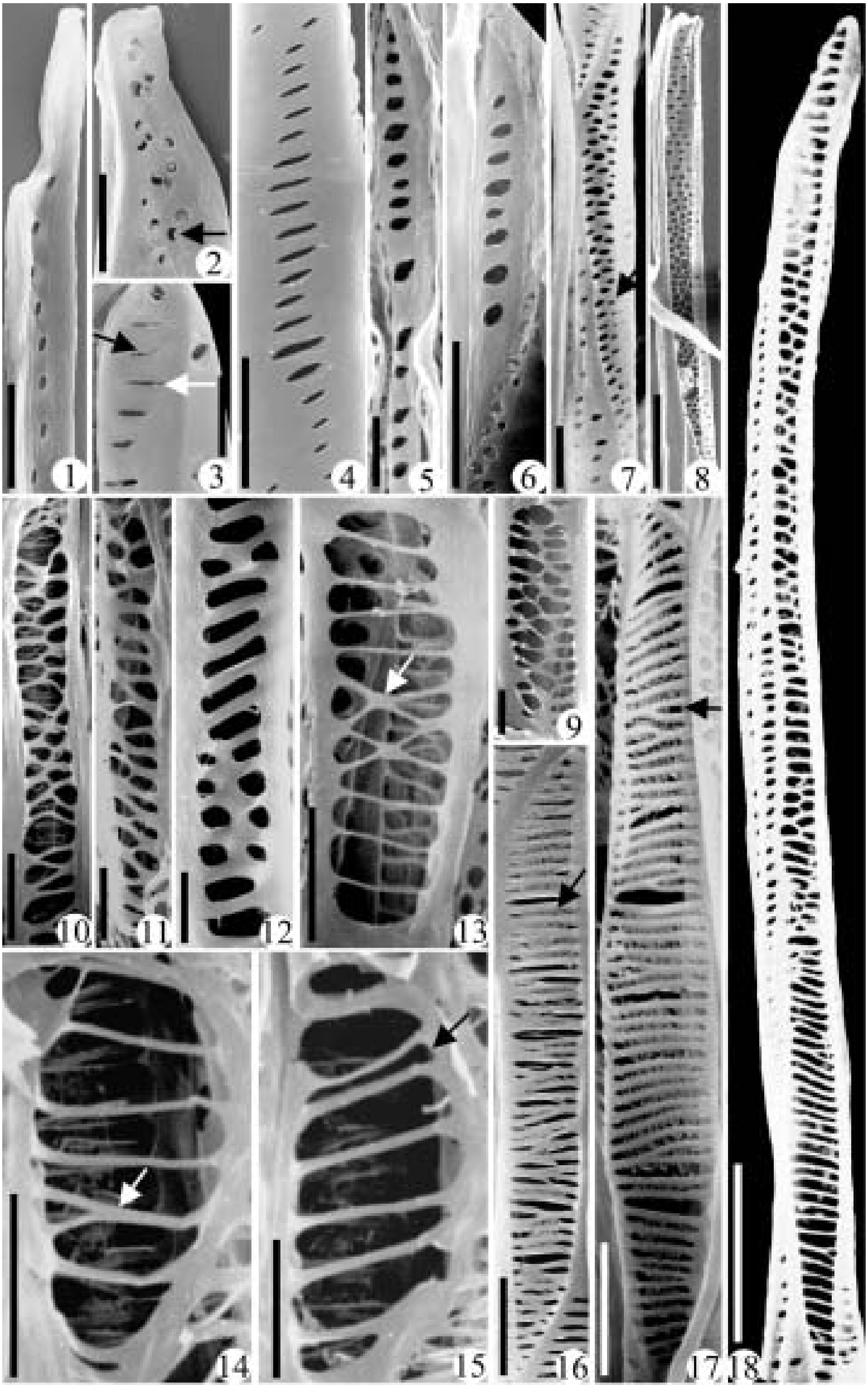
材料于2003年的5-7月间采自陕西太白山汤浴海拔1000-1300 m间的3个植株(凭证标本:白根录136,137,144,SANU),在野外将一至多年生的茎切成长约1 cm、断面直径约1 mm的细条,用FAA固定。固定后的材料用Jeffrey离析液(10%铬酸:10%硝酸=1:1)在38 ℃下离析约22 h,清水冲洗后以酒精和乙酸异戊酯系列脱水、CO_2临界点干燥,喷金镀膜后在Hitachi-700扫描电子显微镜(SEM)下观察穿孔板的形态和类型、穿孔的类型形状及其中的纹孔膜残余情况并照相。

2　观察结果

领春木茎次生木质部中的导管具复穿孔板,穿孔板的倾斜度较大。根据穿孔板的形态特征,可将导管划分为以下类型。

2.1　管胞状的导管(tracheid-like vessels)

为一群狭长的管状分子,长度、直径与管胞相似或稍短、稍粗,但明显比导管细而长(图1)。按Carlquist和Schneider(2002)的看法,这些管状分子已具备导管的关键特征,即已出现穿孔或穿孔板,因此我们将它们划归为“管胞状的导管”。该类型有以下变异:一些管状分子的穿孔在一端集中,排列无规则,但这些穿孔明显比导管侧壁上和管胞上的纹孔大,在扫描电镜下可以明显地看到这些穿孔中的纹孔膜已消失(图1,5)或部分消失(图2);一些管状分子的穿孔在一端有规律地排列,但尚没有明显的穿孔板的形状,但穿孔横向伸长,具纹孔膜残余(图3,4);另一些管状分子的端壁出现穿孔板形状,但它们的倾斜角度非常大(图5),


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

此类管状分子的长度和直径更接近于管胞。

2.2　典型的导管(typical vessels)

该类导管具明显的穿孔板。穿孔板形态特征变异较大，可分为以下几个亚型。

2.2.1　网状穿孔板(reticulate perforation plates)　领春木的网状穿孔板包括以下变异：(1)麻黄式穿孔板:穿孔散生,椭圆形,无规律排列,大小不一,网隔较穿孔宽或近等宽(图7)。(2)网状穿孔板:穿孔直径大致相等,网隔较穿孔为窄(图8,9),或穿孔大小不一,一个大穿孔的直径等于若干小穿孔,网隔明显较穿孔为窄(图10),穿孔中的纹孔膜完全消失(图8,9)或有时存在(图7,箭头所示)。

2.2.2　网状-梯状混合的穿孔板(reticulate-scalariform perforation plates)　网状-梯状混合型穿孔板指在一个穿孔板上,既有网状部分,又有梯状部分(图11-13,22),包括以下变异:(1)近圆形的与近长方形的穿孔同时存在于一个穿孔板上,横隔的宽度与穿孔的口径大致相等或稍窄(图11,12)。(2)网状和梯状穿孔交错出现(图13,18),可能是中间出现若干网隔(图13),两端为梯状,也有可能是交错出现(图18)。其中的网状总是位于梯状横隔的中间。(3)一端为网状而另一端为梯状(图22)。有的横隔较粗(图18),但较网状穿孔板已明显变细;有的较细(图13),有的横隔非常纤细(图22)。纹孔膜残余大多数出现在该类型穿孔板的穿孔上(图16,17,20,21)。

2.2.3　梯状穿孔板(scalariform perforation plates)　在本类型中,典型的梯状较少见(图19,23),而大多数情况下横隔有分叉或联合(图14,16,17)。有些穿孔板穿孔的宽度并不相等,横隔的粗细差异也很大(图15);穿孔板上的横隔数目从数十个(图17)到3个(图24)不等。有时可见纹孔膜的残余(图16,17,19,21)。图6的穿孔较原始,但已可以清楚地看到穿孔板的形状。在梯状穿孔板中,常见的为单梯状穿孔板(图14,15,23),偶可见到复梯状穿孔板(图28)。

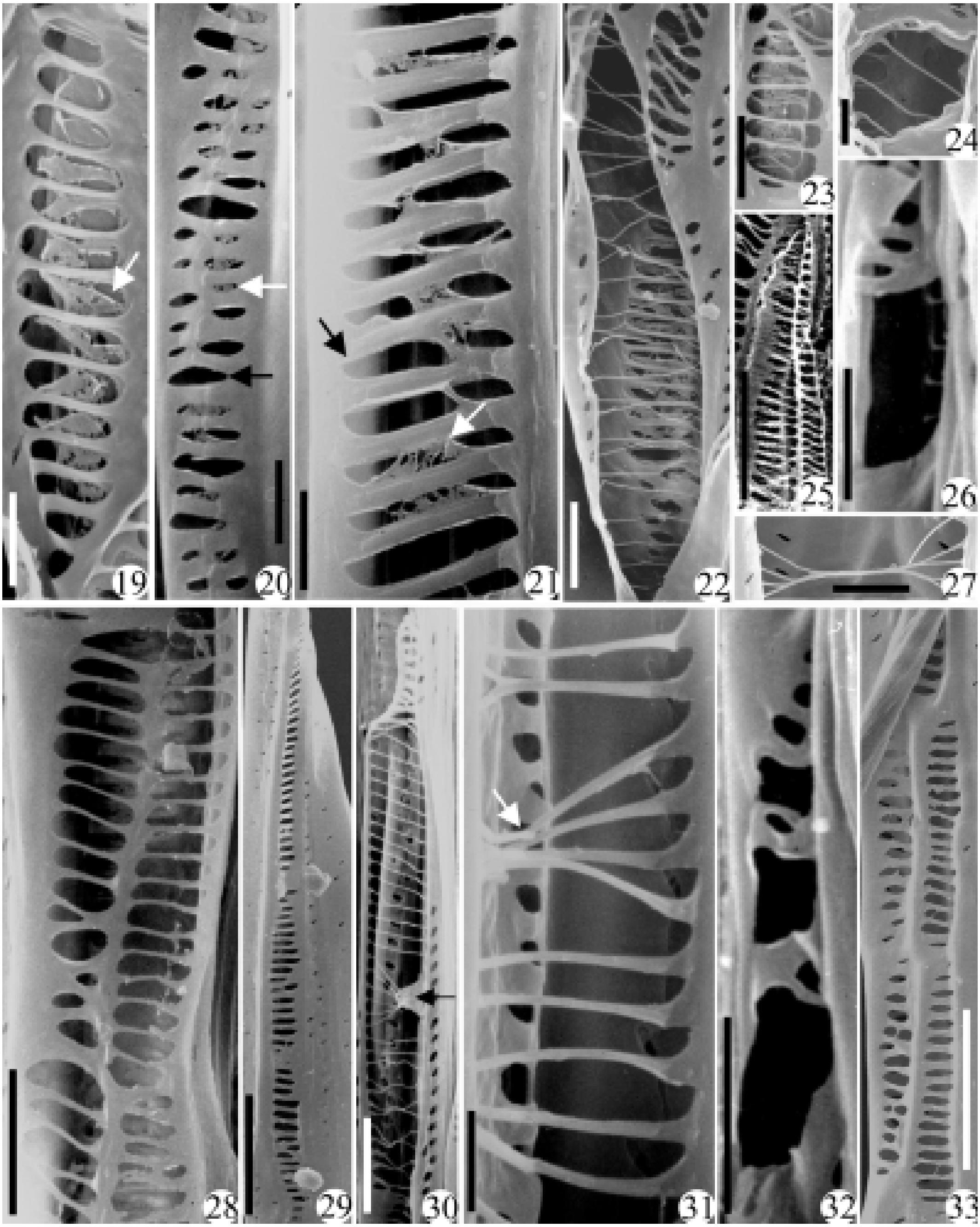
2.2.4　梯状向单穿孔过渡类型(transitional form from scalariform perforation plates to simple perforation plates)　我们在观察领春木导管穿孔板的过程中,发现了梯状向单穿孔过渡的类型(图26,32)。在1个穿孔板上出现1个(图26)或几个(图32)不规则形状的大穿孔和数个小穿孔。

←

图**1-18**　扫描电镜下领春木茎次生木质部中导管端壁穿孔板的放大　**1-5.** 管胞状导管的端部放大。**1.** 穿孔出现有规律排列。**2.** 穿孔无规律排列,其中有纹孔膜残余(箭头)。**3, 4.** 穿孔呈梯状排列,但没有明显的穿孔板形状,穿孔中有纹孔膜残余(箭头)。**5.** 穿孔变大并有规律地排列。**6-18.** 典型的导管端部放大。**6.** 1个梯状穿孔板。**7-10.** 网状穿孔板。**7.** 麻黄式穿孔板。**8, 9.** 穿孔板上的穿孔大小均匀。**10.** 穿孔板上的部分穿孔变大。**11-13.** 网状-梯状混合型穿孔板。**13.** 箭头示穿孔板的网状部分。**14-17.** 梯状穿孔板。**14.** 横隔有分叉(箭头)。**15.** 示穿孔板上的穿孔大小不一,箭头示较窄穿孔。**16, 17.** 示穿孔中具纹孔膜残留(箭头)。**18.** 网状-梯状混合型穿孔板。

Figs. 1-18. Magnified parts of the end-wall of the vessel perforation plates of the secondary xylem of *Euptelea pleiosperma* under SEM. **1-5.** Tracheid-like vessels. **1.** Perforation pits arranged regularly. **2**. Perforation pits arranged irregularly, with the pit membrane remnants being present (arrow). **3, 4.** Perforation pits scalariform, not forming perforation plate, with pit membrane remnants being present in Fig. 3 (arrows). **5.** Perforation pits enlarged and arranged regularly. **6-18.** Magnified parts of the ends of the typical vessels. **6.** A scalariform perforation plate. **7-10.** Reticulate perforation plates. **7.** A foraminate perforation plate. **8, 9.** Perforation plate, showing the perforation pits with different sizes. **10.** Perforation pits enlarged. **11-13.** Reticulate-scalariform perforation plates. **13.** The arrow indicates the reticulate part of the perforation plate. **14-17.** Scalariform perforation plates. **14.** A bar forked (arrow). **15.** Perforation plate, showing the perforation pits with different sizes; the arrow shows a narrow one**. 16, 17.** Perforation plate, showing the pit membrane remnants (arrows). **18.** A reticulate scalariform perforation plate.

Scale bar: 15 μm in Figs. 1, 5, 10; 5 μm in Fig. 2; 3 μm in Fig. 3; 12.5 μm in Figs. 4, 6; 25 μm in Fig. 7; 43 μm in Figs. 8, 18; 11.6 μm in Figs. 9, 13; 8.8 μm in Fig. 11; 7.5 μm in Fig. 12; 10 μm in Figs. 14, 15; 21.5 μm in Figs. 16, 17.


19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33

2.2.5　多穿孔板与侧壁穿孔板**(multi-perforation plates and lateral-wall perforation plates)**　无论端壁还是侧壁,领春木导管都有可能是多个穿孔板(图25,29,33)。有时两个以上的穿孔板均位于导管的一端(图25),有时存在于整个侧壁上,在这种情况下,穿孔板可能都是网状的,也可能都是梯状的。在同一个导管分子上,可能存在着上述不同情况的组合。

2.2.6　其他　除上述类型外,尚存在着一些特殊的情况,如在1个导管分子穿孔板中出现了1个连接若干细丝的丘状突起(图30),而在另外1个导管分子的穿孔板中出现了4个横隔交于穿孔板壁上一点(图31),另外一种则是4个横隔在中间汇合(图27)等现象。

3　讨论

3.1　关于导管穿孔板的演化

有关导管穿孔板的演化问题,从20世纪初人们便有了比较明确的认识。Thompson(1918)认为买麻藤和被子植物中的导管有各自独立的进化途径,买麻藤的导管单穿孔板是由麻黄式穿孔板上的穿孔彼此逐渐联合而成为单穿孔板的,被子植物导管分子的单穿孔板来自梯状穿孔板。但是MacDuffie(1921)认为在被子植物与买麻藤中,由管胞到导管分子的进化途径是一致的。如果管胞端壁纹孔有规律排列成横列,彼此汇合就形成梯状穿孔板,然后形成单穿孔板;如果纹孔散生不呈横行排列,当纹孔变成穿孔时,就形成麻黄式穿孔板。Thompson(1923)修正了自己早期(Thompson, 1918)的观点,提出了网状穿孔板的概念,并认为被子植物导管分子的单穿孔板是由管胞经梯状或网状穿孔板演化而来,认为被子植物导管的单穿孔由梯状穿孔失去横隔进化而来,同时指出梯状穿孔与单穿孔之间具过渡类型。Frost(1930b)认为单穿孔是由梯状穿孔板逐渐失去横隔而形成的,穿孔板的进化次序是由梯状穿孔板→梯状和单穿孔混合穿孔板→端壁倾斜的单穿孔板→端壁水平的单穿孔板。Bailey(1944)认为导管来源于管胞,并是不可逆的,导管的进化顺序为横隔

←

图**19-33**　扫描电镜下领春木茎次生木质部中导管穿孔板　**19-26.** 导管端壁的放大。**19.** 梯状穿孔板,箭头示穿孔中具纹孔膜残留。**20.** 网状-梯状混合型穿孔板,示穿孔中具有(白色箭头)或无(黑色箭头)纹孔膜残留。**21.** 梯状穿孔板,示穿孔中无(黑色箭头)或具(白色箭头)纹孔膜残留。**22.** 网状-梯状混合型穿孔板。**23, 24.** 网状穿孔板。**25.** 1个导管的1个端壁具2个穿孔板。**26.** 梯状向单穿孔板过渡类型。**27.** 1个穿孔板的部分放大,示穿孔板上的4个横隔在中部汇合。**28-30.** 导管端部放大。**28.** 示具双排梯状穿孔板。**29.** 1个导管的侧壁放大,示具多穿孔板。**30.** 1个导管的端部放大,示穿孔板中间有丘状突起(箭头)。**31.** 1个穿孔板的局部放大,示4个横隔在边缘汇合(箭头)。**32, 33.** 导管端部放大。**32.** 示梯状向单穿孔板过渡。**33.** 示具多个侧壁穿孔板。

Figs. 19-33.　Vessel perforation plates of the secondary xylem of *Euptelea pleiosperma* under SEM.　**19-26**. Magnified parts of the end-wall. **19.** A scalariform perforation plate, showing the pit membrane remnants (arrow). **20.** A reticulate-scalariform perforation plate, showing that the pit membrane remnants are present (white arrow) or absent (black arrow). **21.** A scalariform perforation plate, showing that the pit membrane remnants are present (white arrow) or absent (black arrow). **22.** A reticulate-scalariform perforation plate. **23, 24.** Reticulate perforation plates. **25.** A vessel with two perforation plates on the end-wall. **26.** A transitional form from scalariform to single perforation plate. **27.** Magnified part of a perforation plate, showing that four bars have fused in the center. **28.** Magnified parts of the end-wall, showing a double scalariform perforation plate. **29.** Magnified part of the lateral-wall, showing a multi-perforation plate. **30.** Magnified part of the end-wall, showing a tubercle-like protuberance on one side of the perforation plate (arrow). **31.** Magnified part of a perforation plate, showing that four bars have fused on one side of the perforation plate (arrow). **32, 33.** Magnified part of the end-wall, showing a transitional form from scalariform to single perforation plate in Fig. 32 and showing a multi-perforation plate in Fig. 33.

Scale bar: 15 μm in Figs. 26, 28, 32; 3 μm in Fig. 24; 43 μm in Fig. 29; 11.6 μm in Figs. 20, 23; 8.8 μm in Fig. 27; 7.5 μm in Figs. 19, 21; 21.5 μm in Fig. 30; 13.5 μm in Fig. 22; 19 μm in Fig. 25; 30 μm in Fig. 31; 25 μm in Fig. 33.

多的梯状穿孔板→横隔少的梯状穿孔板→单穿孔板。直到 20 世纪后期,随着研究的深入,人们对以前提出的这些观点才有了不同的认识,即不同的穿孔融合方式可以形成不同的穿孔板类型(Muhammad & Sattler, 1982)。

在领春木茎次生木质部中发现了管胞与导管之间的过渡类型及除单穿孔板外的各种导管穿孔板类型和不同类型之间的过渡类型,尤其是网状穿孔板到梯状穿孔板间的过渡类型(即网状-梯状混合型)未见报道。我们推测领春木茎次生木质部中多变的穿孔板类型可能是导管在发育过程中以不同状态(发育程度)共存的表现。尽管不能简单地用同一个物种次生木质部中导管穿孔板的变化来说明其系统演化过程,但这种现象中是不是包含着一定的系统学信息,是不是暗示着在被子植物中导管穿孔板可能存在着不同的系统演化途径,这是两个值得探讨的问题。

对第一个问题,我们的答案是肯定的。根据APG学说(APG, 1998),领春木科应该置于毛茛目中而位于真双子叶植物的基部,在毛茛目的各科植物中的导管均具单穿孔板(Metcalfe & Chalk, 1950; 陈永喆,李正理, 1990),在领春木中没有具单穿孔板的导管,但具有大量的由管胞向导管的过渡类型、在蕨类植物和裸子植物中常出现的侧壁穿孔板以及具有纹孔膜残余等事实都说明领春木科可能是真双子叶植物的一个基部类群。

对于第二个问题,Muhammad和Sattler(1982)在研究了买麻藤属两种植物茎中的管状分子后,发现了拟梯状穿孔板(scalaroid perforation plate,指梯状穿孔板中夹杂有圆形穿孔)、梯状穿孔板、麻黄式穿孔板(foraminate plate)和单穿孔板等类型,同时发现了过渡类型的穿孔板,由此他们认为不同的穿孔融合方式可以形成不同的穿孔板类型。如果比较图2、7、9-13,可以推测,管胞上的纹孔变大并逐渐失去其原有的形态和纹孔膜,成为穿孔(图2),穿孔逐渐聚集形成麻黄式穿孔板或网状穿孔板,而后小的穿孔间的横隔随机消失而形成较大的穿孔,或两两水平排列的穿孔间的横隔消失而由网状穿孔板形成梯状穿孔板;比较图1、3-5、15、17、21、24和32,我们也可以推测,圆形纹孔可能水平伸长形成长形的穿孔(图1,3),而后成为梯状穿孔板。因此我们认为在领春木中,导管穿孔板,尤其是梯状穿孔板的形成可能具有不同的途径。

在领春木茎次生木质部导管的梯状穿孔板中,有双排梯状者和单排梯状者。单排梯状穿孔板上的横隔具分叉和联合现象,这在领春木茎次生木质部中比较普遍,类似的情况在其他植物中已有很多报道(陈永喆,李正理, 1990; 蔡则谟, 1995; Carlquist & Schneider, 2000; 黄文琦,王好友, 2000),而关于双排梯状穿孔板的现象除Carlquist(1982)在*Illicium anisatum* L.(八角科Illiciaceae)中观察到具几列外,尚未见到其他报道。

3.2 关于导管侧壁穿孔板与多穿孔板

导管的侧壁穿孔板与多穿孔板在维管植物中报道较少,在被子植物中报道更少。Carlquist和Schneider(2000, 2001)报道了蕨类植物的导管上具有侧壁穿孔板;黄文琦和王好友(2000)在蹄盖蕨科Athyriaceae植物导管分子的研究中也报道了侧壁穿孔板的存在。像领春木这样出现很多侧壁穿孔板的现象,在被子植物中未见报道。多个端壁穿孔板在蕨类以外的其他维管植物中也有过一些报道,在麻黄属的导管分子上,每个端壁上会有4或6个穿孔板(Carlquist, 1988);在*Korthalsia rigida* Blume(棕榈科Palmae)的木质部中1个不规则的管状分子上,有多达5个相互独立的梯状穿孔板(Fisher et al., 2002),灯台树*Cornus*

controversa Hemsl.(山茱萸科Cornaceae)1个导管具有3个穿孔板,但仅是一端有2个单穿孔,这种现象在东北刺人参*Oplopanax elatus* Nakai的茎次生木质部中也报道过(朱俊义, 2002);钩叶藤属*Plectocomia* Mart.(棕榈科)中也偶尔可见导管分子的一端具2个复穿孔板(蔡则谟, 1995)。所以领春木茎次生木质部导管端壁具多穿孔板的现象也只有原始的近似无导管的裸子植物麻黄属可与之相比,但麻黄属植物的导管非常的少(Carlquist, 1988)。Carlquist和Schneider(2000, 2001)认为,端壁多穿孔板的发生可能与管状分子间的相互位置有关,在蕨类植物中导管端部和侧壁与相邻分子接触的几个面都可能形成穿孔板。

3.3 关于残存的纹孔膜

纹孔膜残余存在于原始双子叶植物(Carlquist & Schneider, 2000),且纹孔膜的缺失是导管分子成熟的标志(Carlquist & Schneider, 2001)。领春木茎次生木质部导管穿孔板中的穿孔上普遍存在纹孔膜的残留现象,这是否就暗示着具有这种过渡痕迹的管状分子的领春木,可能尚处于系统发育的原始状态,还是值得继续探讨的问题。

3.4 基于导管穿孔板类型对领春木科演化水平和系统位置的推测

领春木茎次生木质部中导管出现了许多原始的特征,不同类型的穿孔板及其过渡类型、一些穿孔板的穿孔中纹孔膜的残存、长而倾斜的穿孔板、多穿孔板以及导管较长等,从导管分子本身来说,均显示出其导管处于进化的早期状态。根据Frost(1930a, b, 1931)的关于双子叶植物中导管起源的假设,即如果一种导管类型是比较原始的,具有这种类型导管的植物也应该是原始的,结合领春木茎次生木质部中导管穿孔板这一性状处于不稳定状态,我们认为领春木科的演化水平不高。

另外,从导管穿孔板类型来分析,领春木科更接近毛茛科Ranunculaceae。在毛茛科植物中,导管具有单穿孔、梯状、网状(买麻藤式)等多种类型的穿孔板(陈永喆,李正理, 1990),而金缕梅科Hamamelidaceae植物的导管则只有梯状穿孔板(Tippo, 1940)。因此领春木接近毛茛科而不是金缕梅科的结果与APG的观点(APG, 1998)和*rbc*L基因序列分析(俸宇星等, 1998)的结论是一致的。

参 考 文 献

APG. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden 85: 531-553.

Bailey I W. 1944. The development of vessels in angiosperms and its significance in morphological research. American Journal of Botany 31: 421-428.

Cai Z-M (蔡则谟). 1995. Comparative studies on vessel elements in *Plectocomia* and *Calamus*. Guihaia (广西植物) 15: 39-42.

Carlquist S. 1982. Wood anatomy of *Illicium* (Illiciaceae): phylogenetic, ecological, and functional interpretations. American Journal of Botany 69: 1587-1598.

Carlquist S. 1987. Presence of vessels in wood of *Sarcandra* (Chloranthaceae): comments on vessel origins in angiosperms. American Journal of Botany 74: 1765-1771.

Carlquist S. 1988. Near-vessellessness in *Ephedra* and its significance. American Journal of Botany 75: 598-601.

Carlquist S, Schneider E L. 2000. SEM studies of vessels in ferns 14. *Ceratopteris*. Aquatic Botany 66: 1-8.

Carlquist S, Schneider E L. 2001. Vessels in ferns: structural, ecological, and evolutionary significance. American Journal of Botany 88: 1-13.

Carlquist S, Schneider E L. 2002. The tracheid-vessel element transition in angiosperms involves multiple independent features: cladistic consequences. American Journal of Botany 89: 185-195.

Chen Y-Z (陈永喆), Li Z-L (李正理). 1990. Comparative studies of perforation plate structures of vessels in Ranunculaceae. Acta Botanica Sinica (植物学报) 32: 245-251.

Cronquist A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press. 163-169.

Dahlgren R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. Nordic Journal of Botany 3: 144.

Davis G A. 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. New York: Wiley. 264.

Endress P K. 1993. Eupteleaceae. In: Kubitzki K ed. The Families and Genera of Vascular Plants. New York: Springer-Verlag. 299-300.

Fahn A. 1982. Plant Anatomy. 3rd ed. Oxford: Pergamon Press. (吴树明, 刘德仪译. 1990. 植物解剖学. 天津: 南开大学出版社. 102-113).

Feng Y-X (俸宇星), Wang X-Q (汪小全), Pan K-Y (潘开玉), Hong D-Y (洪德元). 1998. A revaluation of the systematic position of the Cercidiphyllaceae and Daphniphyllaceae based on *rbc*L gene sequence analysis, with reference to the relationship in the "lower" Hamamelidae. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 36: 411-422. [PDF]

Fisher J B, Tan H T W, Toh L P L. 2002. Xylem of rattans: vessel dimensions in climbing palms. American Journal of Botany 89: 196-202.

Frost F H. 1930a. Specialization in secondary xylem of dicotyledons: I, Origin of vessel. Botanical Gazette 89: 67-94.

Frost F H. 1930b. Specialization in secondary xylem of dicotyledons: II, Evolution of end wall of vessel segments. Botanical Gazette 90: 198-211.

Frost F H. 1931. Specialization in secondary xylem of dicotyledons: III, Specialization of lateral wall of vessel segments. Botanical Gazette 91: 88-96.

Guan K-J (关克俭). 1979. Eupteleaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 27: 19-20.

Gundersen A. 1950. Families of Dicotyledons. Waltham, Massachusetts: Chronica Botanica Company.(马骥译. 1959. 双子叶植物科志. 北京: 科学出版社. 69)

Huang W-Q (黄文琦), Wang H-Y (王好友). 2000. SEM study on vessels of two species in *Athyrium*. Natural Science Journal of Harbin Normal University (哈尔滨师范大学自然科学学报) 16 (5): 82-87.

Hutchinson J. 1973. The Families of Flowering Plants. Oxford: Oxford University Press. 135, 164.

Kosakai H, Moseley M F, Cheadle V I. 1970. Morphological studies of the Nymphaeaceae. V. Does *Nelumbo* have vessels? American Journal of Botany 57: 487-494.

MacDuffie R C. 1921. Vessels of the Gnetalean type in angiosperms. Botanical Gazette 71: 438-445.

Metcalfe C R, Chalk L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford: Clarendon Press. 34-36.

Muhammad A F, Sattler R. 1982. Vessel structure of *Gnetum* and the origin of angiosperms. American Journal of Botany 69: 1004-1021.

Nast C G, Bailey I W. 1946. Morphology of *Euptelea* and comparison with *Trochodendron*. Journal of the Arnold Arboretum 27: 186-192.

Pan K-Y (潘开玉), Lu A-M (路安民), Wen J (温洁). 1991. Chromosome number and development of gametophytes in *Euptelea pleiosperma* (Eupteleaceae). Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 29: 439-444. [PDF]

Smith A C. 1945. A taxonomic review of *Trochodendron* and *Tetracentron*. Journal of the Arnold Arboretum 26: 139-141.

Smith A C. 1946. A taxonomic review of *Euptelea*. Journal of the Arnold Arboretum 27: 185.

Takhtajan A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). Botanical Review 46: 263-350.

Takhtajan A. 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press. 133-134.

Thompson W P. 1918. Independent evolution of vessels in Gnetales and angiosperms. Botanical Gazette 65: 83-90.

Thompson W P. 1923. The relationships of the different types of angiospermic vessels. Annals of Botany 37: 183-191.

Thorne R F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. In: Ehrendorfer F, Dahlgren R eds. New evidence of relationships and modern systems of classification of the angiosperms. Nordic Journal of Botany 3: 106.

Tippo O. 1940. The comparative anatomy of the secondary xylem and the phylogeny of the Eucommiaceae. American Journal of Botany 27: 832-838.

Wang F-H (王伏雄), Chien N-F (钱南芬) , Zhang Y-L (张玉龙). 1984. A study on the pollen morphology in *Trochodendron*, *Tetracentron* and *Euptelea*. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 22: 456-460.

Whitaker T W. 1933. Chromosome number and relationship in the Magnoliales. Journal of the Arnold Arboretum 14: 377-380.

Wu Z-Y (吴征镒), Lu A-M (路安民), Tang Y-C (汤彦承), Chen Z-D (陈之端), Li D-Z (李德铢). 2003. The Families and Genera of Angiosperms in China, A Comprehensive Analysis (中国被子植物科属综论). Beijing: Science Press. 403.

Young D A. 1981. Are the angiosperms primitively vesselless? Systematic Botany 6: 313-330.

Zhu J-Y (朱俊义). 2002. The type of vessel element’s perforation plate of *Cornus controversa*. Journal of Wuhan Botanical Research (武汉植物学研究) 20: 188-190.